不同基质上快步麻蜥的运动表现及其与形态特征的相关性①

王 莉， 郑 鹏， 时 磊
（新疆农业大学动物科学学院，新疆 乌鲁木齐 830052）

摘 要： 利用采自新疆霍城县图开沙漠的22只（12雌，10雄）成体快步麻蜥（*Eremias velox*），测量其11项外部形态特征及体重，并在最适温度下进行运动性能测试，探讨不同基质上快步麻蜥的运动表现及其与形态特征之间的相关性。结果表明：快步麻蜥雄性个体的头体长显著大于雌性个体，在泥土基质上，雄性个体的最大冲刺速度显著大于雌性个体，而雌性个体的耐力显著大于雄性个体。雄性个体的头体长与泥土基质上的最大冲刺速度呈显著正相关，而雌雄两性个体的体重均与沙子基质上的最大冲刺速度呈显著负相关。基质类型影响雄性个体的最大冲刺速度，表现为其在泥土基质上的最大冲刺速度和加速度均显著大于沙子基质。而雌性个体的耐力受基质类型影响，表现为在沙子基质的耐力显著小于其余基质。这样，快步麻蜥的最大冲刺速度与耐力之间存在一定程度的权衡，且形态特征和基质类型对不同性别快步麻蜥运动表现的影响有显著差异。

关键词： 快步麻蜥；基质类型；运动表现；形态特征

运动是一系列生态任务的关键，包括寻找配偶、躲避捕食者和获取资源，这些因素直接影响物种的适合度[1]。运动表现是生态形态学研究中常用的功能变量[2]，与爬行动物的摄食[3]、反捕食[4]及种内竞争[5]等都有密切关系。影响运动表现的因素有多个方面，例如，附肢的长度及肌肉组成决定蜥蜴的最大冲刺速度、耐力和灵活性等[6]。当蜥蜴自身的结构不能使得各类运动表现均最大化时，这些运动表现之间会出现权衡[7]，而个体发育阶段和体温也对最大运动距离和最大冲刺速度影响显著[8-9]，例如，怀卵的雌性个体会因身体负荷加大而降低运动速度，只有少部分的蜥蜴，如澳大利亚花园石龙子（*Lampropholis guichenoti*）在怀卵时雌性个体运动速度不降低[10]。栖息地结构的复杂化会降低蜥蜴的最大冲刺速度[11]，基质类型是运动表现与栖息地相关联的重要因素[12-13]，基质的颗粒大小和类型影响运动性能，在不平整的基质上，蜥蜴需要通过改变运动受力点、身体姿势的行为或应付突然出现的障碍等，其冲刺速度会小于平整的基质[14-15]。蜥蜴会在其使用最频繁的基质上达到最大冲刺速度，从而表现出“主场优势”（the“home field advantage”hypothesis）。反之，生活在多种类型栖息地的蜥蜴在其中任何一种基质上均不出现最好或最差的状态，即“万金油（jack of all trades and master of none）”策略[16-17]。在宽阔的栖枝上拥有较长的附肢可以获得更大的加速度和速度，但在狭窄的栖枝上却降低了稳定性[18]，在开阔的基质上运动速度较快的蜥蜴会有较长的后肢，而树栖或在狭窄基质和其他复杂基质上速度较快的蜥蜴四肢较短[19]。另外，加速度对捕食者与猎物间的相互作用也有重要作用。不同蜥蜴物种之间存在“万金油”或“主场优势”的运动策略差异[20]，但种下是否存在性别间运动策略的差异关注不多。

快步麻蜥（*Eremias velox*）是麻蜥属分布最广的物种之一[21]，多栖息于干旱区荒漠地带，如中国西部沙漠和戈壁地区以及开垦的农田附近[22]，而干旱区沙丘具有脆弱和敏感的生态体系[23-24]，这也可能使其生境受到影响。目前，关于快步麻蜥的研究，有亚种分化和地理分布[21-25]、性染色体[26]、分类分布[27]、形态学研究[28]、鳞片变异及亚种分化[29]、尾再生[30]等，关于快步麻蜥运动表现的研究尚未见报道。本研究拟探讨：① 快步麻蜥不同基质上的最大

① **收稿日期：** 2019-09-17； **修订日期：** 2019-10-08
基金项目： 国家自然科学基金项目（31660613，31260511）资助
作者简介： 王莉（1996-），女，在读硕士研究生，动物生态学方向
通讯作者： 时磊．E-mail：shileixj@126.com

冲刺速度是否存在显著差异？② 快步麻蜥不同基质上的加速度是否存在显著差异？③ 快步麻蜥两性之间的运动策略是否存在差异？

1 材料与方法

1.1 材料来源与测定形态指标

研究所用的22只(12雌,10雄)快步麻蜥成体于2018年7月捕自新疆伊犁霍城县,所有个体均身体状态良好且尾部完整。用数显游标卡尺(±0.01 mm)测量头体长(SVL,snout-vent length,吻端至泄殖腔孔前缘间距)、头长(HL,head length,吻端到颌角的长度)、头宽(HW,head width,左右颌关节间距)、头高(HD,head depth,取头部最高的直线长度)、口宽(MB,mouth breadth, 左、右口角点之间的直线距离)、腋胯距(AG,axilla-groin length,前肢后缘基部到后肢前缘基部之间的直线距离)、腹宽(AW,Abdominal width,腹部最宽处的直线距离)、尾基宽(TBW,tail base width,尾基部的最大宽度)、前肢长(FLL,fore limb length,前肢基部到最长指端的长度)、后肢长(HLL,hind limb length,后肢基部最长趾端的长)和尾长(TL,tail length,泄殖孔至尾部端的距离)[22,31],用电子秤(精度0.01 g)测量体重。根据公式算出体重指数:体重指数(BMI) = 体重kg/(头体长 m)^2[32-33]。

1.2 速度相关指标的测定

最大冲刺速度在长为1.2 m的水平跑道上测定,在3种常见的天然基质(沙子、砾石和泥土)上围挡形成跑道,分别记录动物在这些基质表面的运动速度,每个个体在同一基质上进行3次测试,每次测试间隔时间为30 min,每隔1 d完成一种基质测试。测试运动速度前,将所有个体进行最适温度调节,在试验过程中对体温进行仔细的监测,控制在(36.0±0.5)℃范围内。将调温后的动物移入跑道一端,毛刷驱赶使之冲刺,并用摄像机记录蜥蜴在跑道中的运动表现[15]。通过视频回放,将1.2 m的跑道分成了6段,用Adobe premiere CS6软件计数每一段的帧数,并分析出视频中的运动时间,通过计算得出其运动速度[12,34]。根据得出的速度通过公式(1)可计算出对应的速度敏感度(sprint sensitivity)和加速度(acceleration):

速度敏感度(Δspeed pegs) = 其他基质上的速度 - 沙子基质上的速度[20]　　(1)

加速度(acceleration):$a = (V_{max}^2 - V_0^2)/2S$　　(2)

式中:a为加速度;V_{max}为最大冲刺速度;S为运动距离(段数×0.2)[35]。

1.3 耐力的测定

耐力的测定在内圈4 m,外圈5 m的圆形跑道内进行,基质类型同最大冲刺速度测定试验一致。记录快步麻蜥在3种基质表面的运动耐力,每隔1 d完成一种基质测试。测试耐力时,动物经过自身的行为体温调节后(36.0±0.5)℃,将其移入圆形跑道,毛刷驱赶使之运动,直至毛刷刺激10次仍然静止不动为止。通过秒表记录整个运动过程的时间,以此代表快步麻蜥的运动耐力[36]。

1.4 统计分析

所有数据在作进一步统计检验前,用Kolmogorov-Smirnov和F-max分别检验数据的正态性和方差同质性。形态数据用t检验分析快步麻蜥雌雄间头体长、前肢长/后肢长、相对前肢长、相对后肢长、相对头长、相对头宽、相对头高和相对尾长的差异,将头体长作为协变量进行协方差分析(ANCOVA),比较快步麻蜥其余体尺指标的差异。进行主成分分析,用方差分析检测第一和第二主成分的雌雄差异。运动数据用t检验分析快步麻蜥最大冲刺速度和耐力的两性差异,用重复测量方差分析(repeated measures ANOVA),比较快步麻蜥的最大冲刺速度和耐力在3种基质上的差异,将快步麻蜥在3种基质中耐力和最大冲刺速度分别与形态指标进行相关分析,上述分析均在SPSS 24.0中进行。剔除相关性大于0.7的变量后将保留的5个变量头体长、腋胯距、前肢长、后肢长和尾长作为随机变量,基质类型作为固定变量进行广义线性模型回归,筛选最佳模型,利用AIC(赤值信息准则)来比较模型,AIC值最小的模型即为最佳模型。上述分析均在R 3.5.0中进行。描述性统计值用平均值±标准误表示,显著性水平设置为$\alpha = 0.05$。

2 结 果

2.1 形态分析

t检验结果表明,快步麻蜥雄性个体的头体长〔(60.35±1.64) mm〕显著大于雌性〔(54.26±1.28) mm〕($P < 0.05$);雄性体重指数显著大于雌性($P < 0.05$)。以头体长为协变量进行协方差分析,结果表明快步麻蜥的其余形态指标没有显著的两性

表 1　快步麻蜥形态特征的描述统计

Tab. 1　Descriptive statistics of morphological traits of *Eremias velox*　/mm

指标	雌性(12)	雄性(10)	*F*-level	*T*-level	显著性(*P*)
头体长 SVL	54.26 ±1.28	60.35 ±1.64		-2.784	0.012
头长 HL	14.92 ±0.59	15.80 ±0.67	0.046	-	0.833
头宽 HW	9.10 ±0.32	10.52 ±0.45	0.061	-	0.808
头高 HD	6.93 ±0.25	7.89 ±0.32	0.057	-	0.813
口宽 MB	7.93 ±0.24	8.61 ±0.41	3.037	-	0.096
腋跨距 AG	26.80 ±0.77	28.35 ±0.85	0.174	-	0.681
腹宽 AW	11.94 ±0.62	12.04 ±0.41	1.069	-	0.313
前肢长 FLL	19.96 ±0.58	23.28 ±1	0.086	-	0.772
后肢长 HLL	30.56 ±1.15	34.09 ±1.17	0.967	-	0.337
尾长 TL	87.99 ±3.03	102.55 ±5.04	0.711	-	0.409
尾基宽 TBW	6.65 ±0.3	7.70 ±0.28	0.008	-	0.928
体重 MASS/g	4.81 ±0.48	6.69 ±0.60	0.008	-	0.931
体重指数 BMI	1.53 ±0.09	1.86 ±0.12		-2.239	0.035
前肢长/后肢长 FLL/HLL	0.66 ±0.018	0.68 ±0.024	-	-0.856	0.403
前肢长/头体长 FLL/SVL	0.37 ±0.007	0.39 ±0.013	-	-1.617	0.120
后肢长/头体长 HLL/SVL	0.56 ±0.015	0.57 ±0.017	-	-0.534	0.599
头长/头体长 HL/SVL	0.27 ±0.007	0.26 ±0.006	-	0.963	0.346
头宽/头体长 HW/SVL	0.17 ±0.003	0.18 ±0.004	-	-1.694	0.104
头高/头体长 HD/SVL	0.13 ±0.003	0.13 ±0.004	-	-1.042	0.308
尾长/头体长 TL/SVL	1.62 ±0.045	1.73 ±0.087	-	-1.198	0.243

注:数值为平均值 ± 标准误。

表 2　快步麻蜥形态特征主成分分析的因子荷载值

Tab. 2　Factor loading of principal components extracted form morphological characters in *Eremias velox*

形态特征	第一主成分	第二主成分
头体长(SVL)	0.862	0.374
头长(HL)	0.859	0.336
头宽(HW)	0.714	0.610
头高(HD)	0.780	0.521
口宽(MB)	0.794	0.322
腋跨距(AG)	0.753	0.210
腹宽(AW)	0.773	0.042
前肢长(FLL)	0.644	0.622
后肢长(HLL)	0.761	0.469
尾长(TL)	0.013	0.925
尾基宽(TBW)	0.828	0.438
体重(MASS)	0.872	0.612
贡献率/%	54.87	27.45

差异($P>0.05$)(表 1)。

主成分分析结果表明,前两个主成分的累积贡献率为 82.32%(表 2),第一主成分与头体长、头长和体重呈正相关,第二主成分与尾长呈显著正相关。非参数检验结果表明,第一主成分值两性差异不显著($P>0.05$),第二主成分值雄性显著大于雌性($Z=2.409$, $P<0.05$)(图 1)。

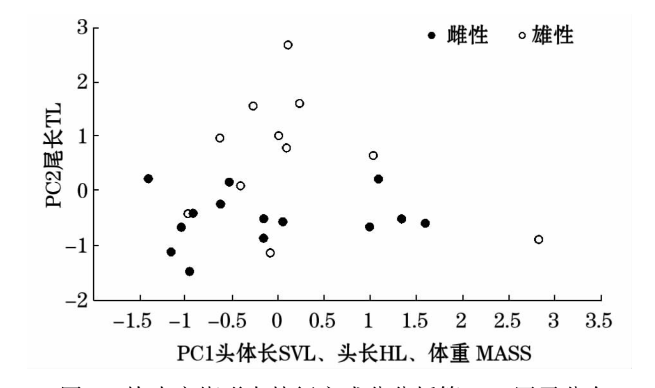


图 1　快步麻蜥形态特征主成分分析第 1、2 因子分布

Fig. 1　Scatter gram along the first and second morphological principal component factors of *Eremias velox*

2.2　最大冲刺速度

快步麻蜥雌雄两性的最大冲刺速度在沙子和砾石基质上没有显著差异($P>0.05$),雄性在泥土基质上的最大冲刺速度显著大于雌性($P<0.05$)(表 3)。

重复测量方差分析得出,快步麻蜥雌性个体的最大冲刺速度在沙子、砾石和泥土这3种基质上没

表 3　快步麻蜥在不同基质最大冲刺速度

Tab. 3　The maximum sprint speed of *Eremias velox* on different substrates　/(m·s⁻¹)

基质类型	雌性	雄性	*T*-level	*P*-value
沙子	1.23 ±0.08	1.06 ±0.10	1.325	0.200
数目 *n*	12	10	–	–
砾石	1.19 ±0.07	1.41 ±0.13	–1.507	0.147
数目 *n*	12	10	–	–
泥土	1.21 ±0.08	1.52 ±0.11	–2.449	0.024
数目 *n*	12	10	–	–

表 4　快步麻蜥 3 种基质上最大冲刺速度与形态指标的相关性

Tab. 4　Correlation of maximum sprint speed with morphological indices of *Eremias velox* on three substrates

指标	雌性			雄性		
	泥土	砾石	沙子	泥土	砾石	沙子
头体长 SVL	–0.228	–0.142	–0.486	0.721*	0.105	–0.241
头长 HL	–0.369	–0.152	–0.800*	0.482	–0.192	–0.409
头宽 HW	–0.351	–0.19	–0.496	0.639*	0.184	–0.547
头高 HD	–0.281	0.302	–0.576	0.59	0.452	–0.732*
口宽 MB	–0.541	–0.285	–0.398	0.473	–0.055	–0.143
腋跨距 AG	–0.143	0.397	–0.394	0.207	0.525	–0.629
腹宽 AW	–0.485	0.106	–0.508	0.164	0.654	0.044
前肢长 FLL	–0.045	–0.098	–0.285	0.505	0.553	–0.647
后肢长 HLL	–0.531	0.019	–0.576	0.03	–0.157	–0.680
尾长 TL	–0.172	–0.033	–0.4200	0.104	–0.400	–0.214
尾基宽 TBW	–0.371	0.277	–0.685	0.569	0.461	–0.663
体重指数 BMI	–0.529	–0.048	–0.801*	0.187	0.071	–0.763*

注：* 表示 $P<0.05$ 水平上显著。下同。

有显著差异($F_{2,22}=0.110$，$P=0.896$，>0.05)。雄性个体在 3 种基质上最大冲刺速度存在极显著差异($F_{2,18}=8.765$，$P=0.002$，<0.01)，其中，沙子基质上最大冲刺速度极显著小于泥土基质($P=0.002$，<0.01)和砾石基质($P=0.016$，<0.01)。

快步麻蜥雌性个体在沙子基质上的最大冲刺速度与头长和体重呈显著负相关关系($P<0.05$)，其余两种基质上最大冲刺速度与形态指标无显著相关关系；雄性快步麻蜥在泥土基质上的最大冲刺速度与其头体长、头宽呈显著正相关($P<0.05$)，在沙子基质上最大冲刺速度与其头高和体重呈显著负相关关系($P<0.05$)，砾石基质上的最大冲刺速度与形态指标间无显著相关关系(表 4)。

快步麻蜥雌雄两性在 3 种基质上的加速均无显著差异($P>0.05$)(表 5)。

重复测量方差分析得出，快步麻蜥雌性个体在沙子、砾石和泥土这 3 种基质上的加速度没有显著差异($F_{2,22}=1.112$，$P=0.347$，>0.05)。雄性快步

表 5　快步麻蜥在不同基质上的加速度

Tab. 5　The acceleration of *Eremias velox* on different substrates　/(m·s⁻²)

基质类型	雌性	雄性	*T*-level	*P*-value
沙子	1.76 ±0.31	1.38 ±0.20	1.725	0.100
数目 *n*	12	10	–	–
砾石	1.54 ±0.20	1.61 ±0.29	–0.251	0.833
数目 *n*	12	10	–	–
泥土	1.96 ±0.25	2.51 ±0.36	–1.727	0.109
数目 *n*	12	10	–	–

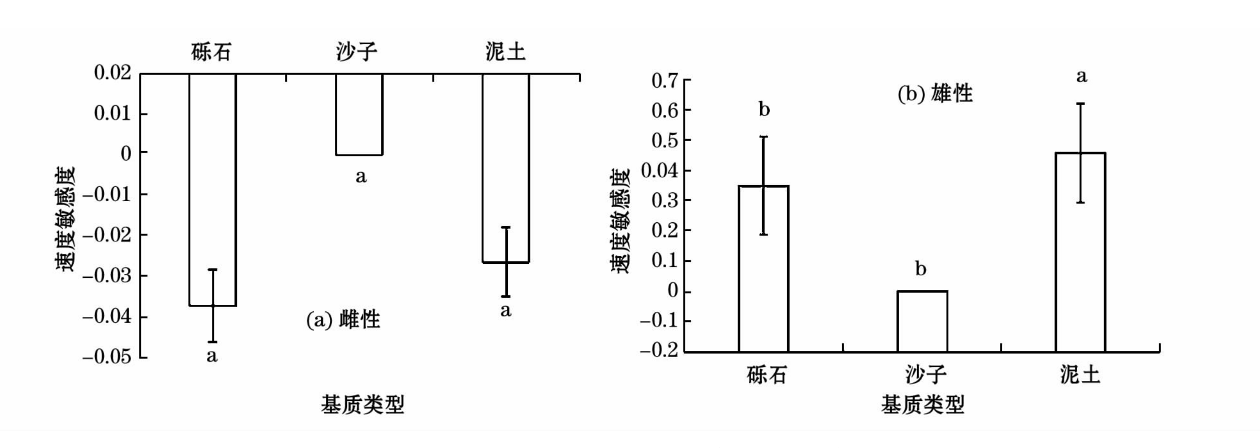


图 2　快步麻蜥在不同基质上的冲刺速度敏感度

Fig. 2　Sprint sensitivity of *Eremias velox* on different substrates

麻蜥的加速度在沙子、砾石和泥土这 3 种基质上有极显著差异($F_{2,18}$ = 6.290, P = 0.008, < 0.01)。其中,沙子基质上的加速度极显著小于泥土基质(P < 0.01),显著小于砾石基质(P < 0.05)。

雌性快步麻蜥的速度敏感度在 3 种基质上没有显著差异($F_{2,22}$ = 0.087, P = 0.917, > 0.05);雄性快步麻蜥的速度敏感度在 3 种基质上有显著差异($F_{2,18}$ = 4.741, P = 0.022, < 0.05),在泥土基质上的速度敏感度显著大于砾石和沙子基质(P < 0.05)(图 2)。

速度模型选择结果表明,雌性最大冲刺速度的最佳模型中包含头体长、腋跨距、前肢长和后肢长(权重 = 0.618; ΔAICc < 2; AICc = −2 502.5);雄性最大冲刺速度的最佳模型包含后肢长和基质类型(权重 = 0.630; ΔAICc < 2; AICc = −252.8)(表 6)。

2.3　耐力

快步麻蜥雌雄两性的耐力在沙子基质上和砾石基质上没有显著差异(P > 0.05),在泥土基质上雌性的耐力显著大于雄性(P < 0.05)(表 7)。

快步麻蜥雌性的耐力在 3 种基质上有显著差异($F_{2,18}$ = 4.676, P = 0.023, < 0.05),其中,沙子基质上耐力极显著小于泥土基质(P = 0.009, < 0.01),砾石和泥土基质上耐力无显著差异(P = 0.136, > 0.05)。快步麻蜥雄性的耐力在 3 种基质上没有显著差异($F_{2,12}$ = 1.034, P = 0.385, > 0.05)。

雌性快步麻蜥在沙子基质上的耐力与口宽呈显著正相关关系(P < 0.05),其余两种基质上耐力与形态指标无显著相关关系;雄性快步麻蜥在沙子基质上的耐力与其头高和尾基宽呈显著正相关(P < 0.05),其余两种基质上耐力与形态指标无显著相

表 6　快步麻蜥最大冲刺速度的多模型选择

Tab. 6　The model selection of the maximum sprint speed of *Eremias velox*

形态特征	雌性		雄性	
	最佳模型	权重	最佳模型	权重
头体长 SVL	+	0.762	−	0.024
腋跨距 AG	+	0.998	−	0.005
前肢长 FLL	+	0.890	−	0.369
后肢长 HLL	+	0.958	+	0.677
尾长 TL	−	0.219	−	0.001
基质类型 ST	−	0.008	+	0.999
AICc	−2 502.5		−252.8	
似然值	−44.76		−27.873	

表 7　快步麻蜥在不同基质上的耐力

Tab. 7　The endurance of *Eremias velox* on different substrates　/s

基质类型	雌性	雄性	T-level	P-value
沙子	28.30 ± 4.39	30.86 ± 5.68	−0.356	0.728
数目 n	10	7	−	−
砾石	43.10 ± 6.26	39.57 ± 5.54	0.400	0.695
数目 n	10	7	−	−
泥土	53.30 ± 5.46	39.57 ± 1.97	2.366	0.037
数目 n	10	7	−	−

表 8　快步麻蜥在 3 种基质上耐力与形态指标的相关性

Tab. 8　Correlation of endurance with morphological indices of *Eremias velox* on three substrates

指标	雌性			雄性		
	泥土	砾石	沙子	泥土	砾石	沙子
头体长 SVL	-0.040	-0.091	0.611	-0.271	-0.287	0.567
头长 HL	-0.321	0.132	0.512	-0.098	-0.296	0.300
头宽 HW	0.335	0.019	-0.024	0.207	-0.207	0.665
头高 HD	-0.201	-0.087	0.569	0.280	-0.646	0.713 *
口宽 MB	-0.481	0.352	0.832 *	-0.262	-0.285	0.531
腋跨距 AG	0.237	-0.430	0.518	0.078	-0.188	0.245
腹宽 AW	0.098	-0.238	0.554	-0.323	-0.266	0.631
前肢长 FLL	-0.373	-0.208	0.472	0.209	-0.288	0.678
后肢长 HLL	-0.273	0.527	0.393	0.206	-0.107	-0.168
尾长 TL	0.621	-0.223	-0.178	-0.024	0.190	-0.158
尾基宽 TBW	-0.164	-0.453	0.621	0.126	-0.547	0.758 *
体重指数 BMI	0.033	-0.282	0.419	0.268	-0.211	0.11

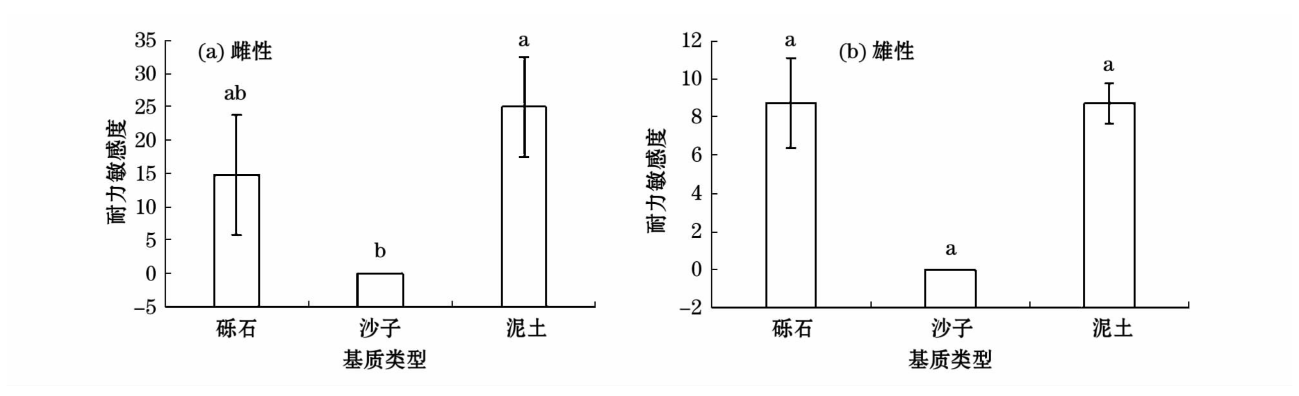


图 3　快步麻蜥在不同基质上的耐力敏感度

Fig. 3　The endurance sensitivity of *Eremias velox* on different substrates

关关系(表 8)。

雌性的耐力敏感度在 3 种基质上有显著差异($F_{2,18}=4.687$, $P=0.024$, <0.05),泥土基质上的耐力敏感度极显著大于沙子基质($P<0.01$)。雄性的耐力敏感度在 3 种基质上没有显著差异($P>0.05$)(图 3)。

模型选择结果表明,快步麻蜥雌性耐力的最佳模型中包含腋跨距、尾长和基质类型(权重 = 0.835;ΔAICc < 2;AICc = -87.6);雄性耐力的最佳模型包含前肢长和后肢长(权重 = 0.991;ΔAICc < 2;AICc = -72.2)。

3　讨 论

两性异形被广泛认为是两性对不同繁殖角色行为适应的结果[37]。雄性快步麻蜥具有更大的体型,可能是较大的个体在性选择方面占有优势,会增加其繁殖机会,也有利于击退竞争者和更好地控制雌性[36]。主成分分析中,快步麻蜥雄性的第二主成分值极显著大于雌性,表现为雄性趋向于拥有更长的尾部(图 1),而尾部的长短与运动能力[38-39]、捕食及平衡等因素有关[40]。蜥蜴的头体长是决定最大冲刺速度的重要指标。此外,后肢长和趾长在很大程度上决定了最大冲刺速度,肢体较长的蜥蜴更具有优势[41-42]。从生物力学的角度分析,蜥蜴最大冲刺速度的主要驱动力是后肢长度的变化[43]。快步麻蜥的雄性在泥土基质上的最大冲刺速度显著大于雌性,但在其他基质上没有显著差异,表明除了体型之外,基质也是影响冲刺速度的重要因素。

不同基质的摩擦和复杂结构等特性与短跑速度相关,蜥蜴在运动时与不同基质之间相互作用,会产生不同的摩擦系数[44],而较低的摩擦系数会降低其最大冲刺速度[15,36]。泥土基质具有较好的支撑和较粗糙的表面,推测快步麻蜥的附肢与泥土基质间形成了合适的摩擦力,使其在此基质上获得较高的冲刺速度,在泥土基质上的速度与头体长呈显著正相关,雄性冲刺速度显著大于雌性可能与其具有较大体型有关。在沙子基质上快步麻蜥雌性的速度大于雄性,而在砾石和泥土基质上雄性的速度大于雌性,这种差异可能是两性体型大小与不同基质的特性有关。在沙子基质上,体型更大的雄性个体获得了更强的动力,但由于体重指数也较大,更容易出现足部陷入沙子的情况,从而减小了其运动速度[15,45]。相对于沙子,砾石和泥土可以提供较好的支撑,但砾石较泥土有更大的缝隙和更光滑的表面,由于雌性附肢较雄性小,冲刺速度与雌性前肢长呈负相关,可能是其速度在砾石基质上较雄性小的原因。

加速度在捕食与逃避天敌中起关键性的作用[35,46]。本研究中,快步麻蜥在不同基质上的加速度均无显著的两性差异;雄性在泥土基质上的加速度显著大于沙子基质,可能沙子基质的特性不利于体重指数较大的雄性获得更好的加速度,而雌性在 3 种基质上的加速度无显著差异。雄性快步麻蜥具有大的体型和附器,结合泥土基质特性,这可能是雄性在泥土上获得更高加速度的原因。虽然快步麻蜥腹部着地的运动方式增加了其运动时与基质的接触面积,但雌性的附肢较雄性短,综合来看雌性不易获得大的加速度。在 3 种基质上雌性的速度敏感度、最大冲刺速度和加速度均无显著差异。模型选择也表明,基质类型是影响雄性冲刺速度的重要因素,但不是影响雌性运动表现的因素。同为麻蜥属的敏麻蜥(*Eremias arguta*)采取"万金油"策略,但在部分基质上其运动表现也有显著差异[15],与笔者的结果类似。综上,在冲刺速度上,雌性快步麻蜥选择"万金油"策略,而雄性选择"主场优势"策略。

耐力为需要快速并持续进行的活动设定了上限,因此会限制物种在领域范围内的生存能力[47]。耐力的种内变异与蜥蜴的酶、生理和形态特征有关,如体型、肌肉质量和有氧能力[48-49]。较长附肢可以使蜥蜴获得较大运动速度,但由于能量消耗的增加而降低运动耐力[39,50],运动速度与耐力之间的权衡现象在其他蜥蜴中也有报道[51]。本研究中,在泥土基质上雌性快步麻蜥的耐力显著大于雄性,这与冲刺速度的结果不同,表现出性别内冲刺速度与耐力之间的权衡。快步麻蜥雌雄个体的捕食方式和性选择压力也可能是这种权衡出现的原因。快步麻蜥雌性个体在沙子上的耐力最差,显著小于砾石基质和泥土基质。这可能是沙子基质的质地松软且有较好的流动性[52],而砾石和泥土有相对较硬的表面,在松软基质上快速奔跑需要消耗的能量较硬质基质高[53],而雄性个体在 3 种基质上的耐力并无差异。在松软基质上体重较大容易陷入基质从而减弱其耐力,从麻蜥属物种的运动方式来看,腹部贴地增加了身体和基质的接触面积,可以减缓蜥蜴运动时陷入基质的程度,从而保持一定的运动耐力。快步麻蜥雄性在不同基质上的耐力敏感度无显著差异,模型选择中基质类型仅是影响雌性耐力的重要因素,综上推测,在耐力方面快步麻蜥的雄性选择"万金油"策略,而雌性选择"主场优势"策略。

4　结 论

快步麻蜥的运动表现受到雌雄两性头体长和体重指数的影响,不同基质上的最大冲刺速度和耐力有一定差异,且耐力与冲刺速度间存在一定的权衡关系。快步麻蜥雌雄两性之间形态和功能的关系不同,其原因可能是同一表型性状在发挥多种功能时,对雌雄两性的选择压力不同,导致表型和功能缺乏直接的联系而表现出可塑性[54]。未来需要进一步严格操控基质的特性进行比较研究,以便更好地理解生态环境如何影响表型 - 功能的关系[47]。

参考文献(References):

[1] Brandt R, Galvani F, Kohlsdorf T. Sprint performance of a generalist lizard running on different substrates: Grip matters[J]. Journal of Zoology, 2015, 297(1): 15 - 21.

[2] Irschick D J, Garland T. Integrating function and ecology in studies of adaptation: Investigations of locomotor capacity as a model system[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2001, 32(1): 367 - 396.

[3] Scales J A, Butler M A. Adaptive evolution in locomotor performance: How selective pressures and functional relationships produce diversity[J]. Evolution, 2016, 70(1): 48 – 61.

[4] Braña F. Morphological correlates of burst speed and field movement patterns: The behavioural adjustment of locomotion in wall lizards (*Podarcis muralis*)[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2003, 80(1): 135 – 146.

[5] Robson M A, Miles D B. Locomotor performance and dominance in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*[J]. Functional Ecology, 2000, 14(3): 338 – 344.

[6] Van Damme R, Vanhooydonck B. Speed versus manoeuvrability: Association between vertebral number and habitat structure in lacertid lizards[J]. Journal of Zoology, 2002, 258(3): 327 – 334.

[7] 林植华,樊晓丽,雷焕宗,等. 不同基质对北草蜥和中国石龙子运动表现的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(18): 5316 – 5322. [Lin Zhihua, Fan Xiaoli, Lei Huanzong, et al. The effects of substrates on locomotor performance of two sympatric lizards, *Takydromus septentrionalis* and *Plestiondon chinensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(18): 5316 – 5322.]

[8] Tang X L, Yue F, He J Z, et al. Ontogenetic and sexual differences of thermal biology and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias multiocellata*[J]. Zoology, 2013, 116(1): 331 – 335.

[9] Luo L G, Qu Y F, Ji X. Thermal dependence of food assimilation and sprint speed in a lacertid lizard *Eremias argus* from Northern China[J]. Acta Zoologica Sinica, 2006, 52(2): 256 – 262.

[10] Qualls F J, Shine R. Geographic variation in 'Costs of Reproduction' in the scincid lizard *Lampropholis guichenoti*[J]. Functional Ecology, 1997, 11(6): 757 – 763.

[11] Bi J H, Wang Y, Li S R, et al. Is habitat preference associated with locomotor performance in multiocellated racerunners (*Eremias multiocellata*) from a desert steppe? [J]. Asian Herpetological Research, 2015, 6(2): 143 – 149.

[12] Higham T E, Russel A P. Divergence in locomotor performance, ecology, and morphology between two sympatric sister species of desert-dwelling gecko[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2010, 101(4): 860 – 869.

[13] Tulli M J, Abdala V, Cruz F B. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in *Liolaemini* lizards[J]. Journal of Evolution Biology, 2011, 24(3): 843 – 855.

[14] Tucker D B, Mcbrayer L D. Overcoming obstacles: The effect of obstacles on locomotor performance and behaviour[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2012, 107(4): 813 – 823.

[15] Bergmann P J, Pettinelli K J, Crockett M E, et al. It's just sand between the toes: How particle size and shape variation affect running performance and kinematics in a generalist lizard[J]. Journal of Experimental Biology, 2017, 220(20): 3706 – 3716.

[16] Vanhooydonck B, Van Damme R. Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards[J]. Evolutionary Ecology Research, 1999, 1(7): 785 – 805.

[17] Tulli M J, Abdala V, Cruz F B. Effects of different substrates on the sprint performance of lizards[J]. Journal of Experimental Biology, 2012, 215(5): 774 – 784.

[18] Herrel A, Vanhooydonck B, Porck J, et al. Anatomical basis of differences in locomotor behavior in *Anolis* lizards: A comparison between two ecomorphs[J]. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 2008, 159(4): 213 – 238.

[19] Calsbeek R. An ecological twist on the morphology-performance-fitness axis[J]. Evolutionary Ecology Research, 2008, 10(2): 197 – 212.

[20] Sathe E A, Husak J F. Sprint sensitivity and locomotor trade-offs in green anole (*Anolis carolinensis*) lizards[J]. Journal of Experimental Biology, 2015, 218(4): 2174 – 2179.

[21] Pouyani E R, Noureini S K, Pouyani N R, et al. Molecular phylogeny and intraspecific differentiation of the *Eremias* velox complex of the Iranian Plateau and Central Asia (Sauria, Lacertidae)[J]. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2012, 50(3): 220 – 229.

[22] 赵尔宓,赵肯堂,周开亚,等. 中国动物志爬行纲:第二卷,有鳞目,蜥蜴亚目[M]. 北京:科学出版社, 1999: 287 – 291. [Zhao Ermi, Zhao Kentang, Zhou Kaiya, et al. Fauna Sinica, Reptilia: Vol. 2 (Squamata: Lacertilia)[M]. Beijing: Science Press, 1999: 287 – 291.]

[23] 刘伟,姜逢清,李小兰. 新疆气候变化的适应能力时空演化特征[J]. 干旱区研究, 2017, 34(3): 531 – 540. [Liu Wei, Jiang Fengqing, Li Xiaolan. Spatiotemporal evolution of adaptive capacity to climate change in Xinjiang[J]. Arid Zone Research, 2017, 34(3): 531 – 540.]

[24] 王勇,韩广,杨林,等. 河岸沙丘粒度分布特征[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 210 – 214. [Wang Yong, Han Guang, Yang Lin, et al. Grain size distribution of sand dunes at river banks[J]. Arid Zone Research, 2016, 33(1): 210 – 214.]

[25] Szczerbak N N. Yashchurki Palearktiki (*Eremias* lizards of the Palearctic)[C]//Kiev: Akademiya Nauk Ukrainskoi SSR. Institut Zoologii. Naukova Dumka (In Russian), 1974: 83 – 113.

[26] Lisachov A P, Galkina S A, Saifitdinova A F, et al. Identification of sex chromosomes in *Eremias velox* (Lacertidae, Reptilia) using lampbrush chromosome analysis[J]. Comparative Cytogenetics, 2019, 13(2): 121 – 132.

[27] 郭宪光,陈达丽,万宏富,等. 麻蜥属 *Eremias* 的系统学研究进展[J]. 四川动物, 2010, 29(4): 665 – 672. [Guo Xianguang, Chen Dali, Wan Hongfu, et al. Review of systematics on the racerunner lizard (Lacertidae: *Eremias*)[J]. Sichuan Journal of Zoology, 2010, 29(4): 665 – 672.]

[28] 戴鑫,陈彬,张正卫,等. 中国八种麻蜥(蜥蜴科,麻蜥属)形态学研究[J]. 动物分类学报, 2006, 31(4): 697 – 708. [Dai Xin, Chen Bin, Zhang Zhengwei, et al. The morphological research of

eight species of *Eremias* distributed in China(Lacertidae, *Eremias*)[J]. Acta Zootaxonomica Sinica,2006,31(4):697－708.]

[29] 汪洋,周鹿,时磊. 新疆快步麻蜥的鳞片变异与亚种分化[J]. 四川动物,2014,33(1):13－18. [Wang Yang,Zhou Lu,Shi Lei. Scalation variation and subspecies classification status of rapid racerunner (*Eremias velox*) in Xinjiang[J]. Sichuan Journal of Zoology,2014,33(1):13－18.]

[30] 吾玛尔·阿布力孜. 快步麻蜥断尾及其再生的实验研究[J]. 干旱区研究,2000,17(2):61－64. [Omar Abliz. The experimental studies on the severed tails regeneration of *Eremias velox* Pallas[J]. Arid Zone Research,2000,17(2):61－64.]

[31] 杜卫国,林炽贤,寿鹿,等. 四种利用不同生境蜥蜴运动能力的形态特征相关性[J]. 动物学研究,2005,26(1):41－46. [Du Weiguo,Lin Chixian,Shou Lu,et al. Morphological correlates of locomotor performance in four species of lizards using different habitats[J]. Zoological Research,2005,26(1):41－46.]

[32] Madsen T,Shine R. The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder[J]. Journal of Animal Ecology,1999,68(3):571－580.

[33] Madsen T,Shine R. Short and chubby or long and slim? Food intake,growth and body condition in free-ranging pythons[J]. Austral Ecology,2002,27(6):672－680.

[34] Li C,Lian X,Bi J,et al. Effects of sand grain size and morphological traits on running speed of toad-headed lizard *Phrynocephalus frontalis*[J]. Journal of Arid Environments,2011,75(11):1038－1042.

[35] Vanhooydonck B,Andronescu A,Herrel A,et al. Effects of substrate structure on speed and acceleration capacity in climbing geckos[J]. Biological Journal of the Linnean Society,2005,85(3):385－393.

[36] Vanhooydonck B,Measey J,Edwards S,et al. The effects of substrate on locomotor performance in lacertid lizards[J]. Biological Journal of the Linnean Society,2015,115(4):869－881.

[37] 刘宁娜,初红军,张钧泳,等. 卡拉麦里山雌雄盘羊行为差异及一致性研究[J]. 干旱区研究,2016,33(1):197－203. [Liu Ningna,Chu Hongjun,Zhang Junyong,et al. Behavioral differences and synchronization on males and females of *Ovis ammon darwini* in Kalamaili Mountains,Xinjiang[J]. Arid Zone Research,2016,33(1):197－ 203.]

[38] Cromie G L,Chapple D G. Impact of tail loss on the behaviour and locomotor performance of two sympatric *Lampropholis* skink species[J]. Plos One,2012,7(4):e34732.

[39] McElroy E J,Bergmann P J. Tail autotomy,tail size,and locomotor performance in lizards[J]. Physiological and Biochemical Zoology,2013,86(6):669－679.

[40] Argaez V,Solano-Zavaleta I,Zúñiga-Vega J J. Another potential cost of tail autotomy:Tail loss may result in high ectoparasite loads in *Sceloporus* lizards[J]. Amphibia Reptilia,2018,39(2):191－202.

[41] Zamora-Camacho F J,Reguera S,Rubiño-Hispán M,et al. Effects of limb length,body mass,gender,gravidity,and elevation on escape speed in the lizard *Psammodromus algirus*[J]. Evolutionary Biology,2014,41(4):509－517.

[42] 梁涛,李叶,郑鹏,等. 敏麻蜥的两性异形和雌性繁殖输出[J]. 干旱区研究,2018,35(5):1160－1166. [Liang Tao,Li Ye,Zheng Peng,et al. Sexual dimorphism and female reproduction of *Eremias arguta*[J]. Arid Zone Research,2018,35(5):1160－1166.]

[43] Lowie A,Gillet E,Vanhooydonck B,et al. Do the relationships between hindlimb anatomy and sprint speed variation differ between sexes in *Anolis* lizards? [J]. Journal of Experimental Biology,2019,222:jeb. 188805.

[44] Alexander R M. Principles of Animal Locomotion[M]. Princeton:Princeton University Press. 2003.

[45] Tsuji J S,Huey R B,Van Berkum F H,et al. Locomotor performance of hatchling fence lizards (*Sceloporus occidentalis*):Quantitative genetics and morphometric correlates[J]. Evolutionary Ecology,1989,3(3):240－252.

[46] Vanhooydonck B,Herrel A,Irschick D J. Out on a limb:The differential effect of substrate diameter on acceleration capacity in *Anolis* lizards[J]. Journal of Experimental Biology,2006,209(22):4515－4523.

[47] Arnold S J. Morphology,performance and fitness[J]. American Zoologist,1983,23(2):347－361.

[48] Garland T. Physiological correlates of locomotor performance in a lizard:An allometric approach[J]. American Journal of Physiology,1984,247(2):806－815.

[49] Le Galliard J F,Paquet M,Cisel M,et al. Personality and the pace-of-life syndrome:Variation and selection on exploration,metabolism and locomotor performances[J]. Functional Ecology,2013,27(1):136－144.

[50] Van Damme R,Aerts P,Vanhooydonck B. Variation in morphology,gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards[J]. Biological Journal of the Linnean Society,1998,63(3):409－427.

[51] Vanhooydonck B,Van Damme R,Aerts P. Speed and stamina trade-off in lacertid lizards[J]. Evolution,2001,55(5):1040－1048.

[52] 贾文茹,李生宇,马学喜,等. 塔克拉玛干沙漠腹地横向沙丘表面紧实度分异特征[J]. 干旱区研究,2016,33(3):664－671. [Jia Wenru,Li Shengyu,Ma Xuexi,et al. Spatial variation of compaction on transverse dune surface in hinterland of the Taklimakan Desert[J]. Arid Zone Research,2016,33(3):664－671.]

[53] Lejeune T M,Willems P A,Heglund N C. Mechanics and energetics of human locomotion on sand[J]. Journal of Experimental Biology,1998,201(13):2071－2080.

[54] Wainwright P C, Alfaro M E, Bolnick D I, et al. Many-to-one mapping of form to function: A general principle in organismal design? [J]. Integrative and Comparative Biology, 2005, 45(2): 256 – 262.

Locomotor performance of *Eremias velox* on different substrates and its correlation with morphological characteristics

WANG Li, ZHENG Peng, SHI Lei

(*The college of Animal Science*, *Xinjiang Agricultural University*, *Urumqi* 830052, *Xinjiang*, *China*)

Abstract: We measured 11 external morphological characteristics and body masses of 22 specimens of *Eremias velox*, and conducted sprint speed tests at optimal temperatures in order to explore their locomotor performance on different substrates and evaluate any correlation with morphological characteristics. The results showed that the maximum sprint speed of male lizards on the soil substrate was significantly higher than that of female individuals, while the female individuals had significantly higher endurance than male individuals. There was a significant positive correlation between the snout-vent length of male individuals and their maximum sprint speed on soil substrates. The body mass of both male and female individuals exhibited a significant negative correlation with maximum sprint speed on sand substrates. Both the maximum sprint speed and acceleration of male individuals on soil substrates were significantly greater than on the sand, whereas the corresponding values for female individuals did not show significant differences between substrates. Nonetheless, the endurance of female individuals on sand was significantly lower than for other substrates, while the endurance of male individuals on different substrates was not significantly different. These results indicate that morphological characteristics and substrate types have significant effects on the locomotor performance of *E. velox*, and demonstrate there is a trade-off between maximum sprint speed and endurance.

Key words: *Eremias velox*; substrate type; locomotor performance; morphological characteristics